Andreae, E.

Über abnorme Wurzelanschwellungen bei Ailanthus glandulosa

1894.

QK
495
S59A55
1894
Bot.

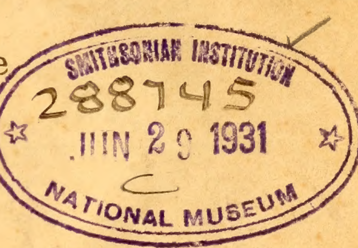


QK
495
S59A55
1894
BOT

Über abnorme Wurzelanschwellungen bei Ailanthus glandulosa.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
hohen philosophischen Fakultät
der
kgl. bayer. Friedrich-Alexanders-Universität zu Erlangen

von
Ernst Andreae
aus Heidenheim a/H.



LIBRARY OF CONGRESS
299461
OCT 30 1894
CANCELLED
SMITHSONIAN DEPOSIT

Erlangen.
K. b. Hofbuchdruckerei von Aug. Vollrath.
1894.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institute der Universität Erlangen unter Leitung und Aufsicht des Herrn Professors Dr. Reess ausgeführt.



.A55

Seinem teueren Vater

in

Liebe und Dankbarkeit gewidmet

vom Verfasser.

Die Wurzelanschwellungen bei Phanerogamen waren in den letzten Jahrzehnten vielfach Gegenstand sorgfältiger und eingehender Untersuchungen. Sie wurden insbesondere mit erhöhter Aufmerksamkeit verfolgt und beachtet, nachdem durch die bahnbrechenden Arbeiten Woronins[1]), Schindlers[2]), Franks[3]) u. a. die biologische Bedeutung von vielen abnormen Knollenbildungen einerseits klar gelegt, anderseits aber auch über Natur und Genese einiger epidemischer Pflanzenkrankheiten, die sich in Wurzelmissbildungen kund gaben, Licht verbreitet und damit einer erfolgreichen Prophylaxis die wissenschaftliche Basis gegeben wurde.

Es sei hier nur an die Arbeit Woronins erinnert über die Entstehung der Kohlhernie, dann an Untersuchungen Franks und Brunchorsts über die Wurzelanschwellungen der Leguminosen, bei Alnus, den Elaeagnaceen[4]) etc., die nach beiden Richtungen hin epochemachend wirkten und Veranlassung gaben, alle ähnlichen Erscheinungen mit grösserer Aufmerksamkeit als bisher zu beachten und zu durchforschen.

---

[1]) Woronin. Plasmodiophora brassicae, Pringsheims Jahrb. der wiss. Bot. 1878, Bd. XII S. 548.

[2]) Schindler. Über die biolog. Bedeutung der Wurzelknollen bei den Papilionaceen. Journal f. Landw., Bd. XXXIV S. 325.

[3]) Frank. Über die Pilzsymbiose der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1890.

[4]) Brunchorst. Über einige Wurzelanschwellungen, insbes. bei Alnus und den Elaeagnaceen. Unt. im bot. Inst. Tübingen, 1885—88 S. 151.

Bei Umgrabungen im botanischen Garten zu Erlangen wurden wiederholt an den Wurzeln von Ailanthus glandulosa, des bekannten chinesischen Zierbaumes aus der Familie der Simarubeen, knollige Anschwellungen beobachtet, welche durch ihre sehr beträchtliche Ausdehnung den Eindruck einer krankhaften Wucherung machten.

Herr Professor Reess, der Direktor des botanischen Gartens, liess das Material sammeln und hatte die Güte, mir dasselbe zu spezieller Untersuchung und Charakterisierung zu überlassen.

An kräftiger Nebenwurzel von etwa 10 mm Durchmesser befand sich eine grössere Anzahl unregelmässiger knolliger Auswüchse von 5 bis 40 mm Dm. Sie sassen zum teil mit verjüngter Basis dem Wurzelcylinder direkt auf, zum teil waren sie auch zu dreien und mehreren unter sich verwachsen, ohne einheitliche, bestimmte Richtung und Folge.

Die einzelnen Knollen zeigten eine unregelmässig rauhe, meist mit Höckern, mit kleinen runden Knöllchen und mit rissigen Warzen bedeckte Oberfläche. Das Ganze hatte annähernd die Form einer Traube. (Fig. 1.)

Hervorzuheben ist noch, dass sich in unmittelbarer Nähe der grösseren Anschwellungen ein kräftiger Wurzelspross (Wurzelschössling) befand, welcher unter vollständiger Verschränkung aus dem Wurzelcylinder sich entwickelt hatte.

Erneute von mir veranlasste Nachgrabungen ergaben nur geringeres Material mit kleineren Anschwellungen; doch fand sich auch hier wieder der charakteristische Wurzeltrieb mit totaler, $1^1/_2$facher Verschränkung vor.

Eine auffallende Erscheinung trat des Ferneren an einer kleinen Nebenwurzel zu Tage. Neben zahlreichen kleinen zerstreuten Knollenanlagen zeigte der Wurzelcylinder an einer Stelle eine schwache Verdickung und war an dieser verdickten Stelle auf eine Länge von

etwa 4 cm dicht bedeckt mit zahllosen Nebenwürzelchen, die alle gleiches Ansehen, gleichen Durchmesser hatten und auch annähernd gleiches Alter verrieten. Sie waren unter sich dicht verschlungen, ineinander gekrümmt, auch teilweise verwachsen, so dass das Ganze das Ansehen einer von einem groben Pilzmycel dicht umflochtenen Wurzel erhielt.

Dieser Fall blieb ein vereinzelter; ich konnte wenigstens weder am ersten Material noch bei späteren Nachforschungen eine Wiederholung oder weitere Verbreitung wahrnehmen.

Es stellt sich nun die Frage: Sind die vorliegenden Erscheinungen abnormer Wurzelbildung auf parasitäre Influenzen zurückzuführen und jenen Eingangs erwähnten phytopathologischen Erscheinungen im engeren Sinne des Wortes zuzuzählen, oder haben wir es hier mit einer Abnormität, mit einer Wucherung zu thun, die, rein vegetativer Natur, anderen Einflüssen, mechanischen Hemmnissen, Störungen in den Ernährungsfunktionen etc. ihre Entstehung verdankt?

Die eingehende mikroskopische Untersuchung, die Feststellung der anatomischen Struktur der Wurzelknollen in den verschiedenen Entwicklungsstadien einerseits, die sorgfältige Prüfung aller ev. vorhandenen Pilzelemente auf ihren Charakter, ihre Verbreitung und ihren Einfluss auf Entstehung und Entwicklung der Anschwellungen andererseits, vermögen die Antwort zu geben.

A. Anatomie.

Die Wurzel von Ailanthus glandulosa zeigt im allgemeinen den normalen Typus der Dikotylen-Wurzel. Sie ist polyarch; die Siebgruppen sind dem axillären Xylemkörper, welcher kein centrales Mark frei lässt, angelagert in der den einzelnen radialen Gefässstrahlen entsprechenden Weise. Zwischen Periblem und Periderm liegt ein bald mehr, bald weniger geschlossener Ring parenchymatischer Sklerenchymzellen.

Zu erwähnen ist als anatomische Abweichung, dass das Strahlenparenchym (die Markstrahlen) ab und zu eine sehr bedeutende Verbreiterung erfahren hat und dann meist in Form eines sich nach aussen verbreiternden Keiles über den sonst regelmässigen Pleromcylinder hinausragt. Diese Erscheinung, die auch anderweitig schon beobachtet worden, zeigt Ailanthus in aussergewöhnlich schöner Entwicklung. (Fig. 2.) Es treten diese abnormen Markstrahlenentwicklungen immer auf, wo neue Wurzelanlagen sich differenzieren und stehen mit diesen in ursächlichem Zusammenhang.

Die Adventivwurzel nimmt ihren Ausgang von dem Pericambium, das dem verbreiterten Markstrahl angrenzt und sitzt somit diesem seitlich auf. (Fig. 3.) Die aussergewöhnliche Entwicklung des Strahlenparenchyms beschränkt sich jedoch nicht auf die einer Nebenwurzelanlage nächstgelegenen Zellgruppen, sondern beginnt eine bedeutende Strecke vor Anlage derselben und setzt sich nach derselben eine gleiche Strecke fort, so dass man bei einer Serie von Querschnitten selten eine Stelle

findet, wo diese Verbreiterungen ganz fehlen. Es ergibt sich dies klar aus dem Längsschnitt.

Während Sorauer und Frank[1]) abnorme Markstrahlenentwicklung als eine der wesentlichsten Ursachen der Maserbildung hinstellen, ohne auf die Beziehungen derselben zu der Neuanlage von Adventivwurzeln irgendwie Gewicht zu legen, geht Hartig[2]) direkt von dem Standpunkte aus, dass Nebenwurzeln nur aus vorgebildeten metamorphosierten Markstrahlen ihren Ausgang nehmen. Diese Folgerung ist zu weitgehend. Die Funktion der Markstrahlen ist bei der Anlage von Nebenwurzeln von sekundärer Bedeutung; es gehen derselben, speziell bei Ailanthus, nicht ausnahmslos Markstrahlverbreiterungen voraus. In dem vorliegenden Falle gehen zudem die Verbreiterungen sowohl in Bezug auf Umfang als Ausdehnung weit über die von Hartig beschriebenen ähnlich scheinenden Verhältnisse hinaus, so dass sie nicht mehr als identisch mit denselben betrachtet werden können.

Die ersten Anlagen von Wurzelknöllchen unterscheiden sich äusserlich von den ersten sichtbaren Anlagen normaler Nebenwurzel durch ihre verbreiterte Basis und ihre unregelmässige, meist mit kleinen Höckern und Warzen bedeckte Oberfläche. Ich habe eine grössere Anzahl solch junger Knollenanlagen und die Ausgangspunkte ihrer Entwicklung einer eingehenden Untersuchung unterworfen, um über die anatomische Struktur derselben, speziell aber über die Übergänge von normalem Gewebe in deformiertes einen Einblick zu gewinnen. Es sollen im Folgenden die öfters wiederkehrenden Erscheinungen, die eine gewisse typische Berechtigung beanspruchen können, eine Besprechung erfahren. Sie

---

[1]) Sorauer, die Krankheiten der Pflanzen, Bd. I. — Frank, Pflanzenkrankheiten S. 126.

[2]) Hartig, Anatomie S. 247.

lassen sich in zwei Gruppen scheiden: In die Knollenanlagen, die in direkter Beziehung stehen zu einer jungen Adventivwurzel und in solche, die einer intermediären exogenen Differenzierung und Wucherung ihre Entstehung verdanken. Es mag dabei vorausgeschickt werden, dass mit Ausnahme der jüngsten Stadien bei allen sich eine Neigung zur Maserbildung, die ersten charakteristischen Übergänge zu derselben, feststellen liessen.

1. Übergang zur Knollenbildung durch Hypertrophie der Markstrahlen. (Fig. 4.)

Diese bei den Anschwellungen der Ailanthuswurzel häufig beobachtete Erscheinung ist dadurch anatomisch charakterisiert, dass die ausserordentliche Entwicklung einer Gruppe von Markstrahlen sich überträgt auf die an derselben Stelle entsprungenen Nebenwurzeln. Die Basis derselben verbreitert sich mehr und mehr und berührt schliesslich ein sehr bedeutendes Segment des Pleromcylinders, von welchem dann naturgemäss eine reichere Zufuhr von Nährstoffen stattfindet, welche eine hypertrophische Entwicklung des jungen Organes bedingt. Nach kurzer Streckung ist die Breite der Nebenwurzel, wie auf dem Längsschnitt Fig. 4 ersichtlich, so beträchtlich geworden, dass sie dem Umfang der Mutterwurzel nicht mehr entspricht. Durch die weitere lebhafte Streckung sind Reste der Markstrahlen von den primären Gefässen und Holzfasern der Nebenwurzel umschlossen und mitgeführt worden und bilden nun bei *a* Fig. 4 die ersten Masermaschen.

Wenn Frank und nach ihm Sorauer u. a. von einer Maserbildung durch Verbreiterung und allgemein lebhafterer Entwicklung der Markstrahlen sprechen, so handelt es sich bei ihnen um eine ganz andere als die hier besprochene Erscheinung. Es handelt sich dort um

eine Beengung und Verschiebung der seitlich mit den Markstrahlen gebildeten prosenchymatischen Elemente, nicht, wie hier, um eine Folge biologischer Funktionen, die Vermittlung der wandernden Nährstoffe zwischen den Gefässen und dem Cambium und somit auch zwischen den primär gebildeten Anlagen einer jungen Nebenwurzel, welche dann, wie schon hervorgehoben, durch die allzureiche Ernährung zu einer unregelmässigen Entwicklung und damit auch zu Maserbildung gelangen kann.

2. Übergang zur Knollenbildung durch Krümmung. (Fig. 5.)

Das charakteristische Bild über die Beziehungen einer deformierten Nebenwurzel zu der Hauptwurzel ergibt sich teils in Querschnitten, wie im ersterwähnten Falle, teils in radialen Längsschnitten, durch Wurzel und Knöllchen zugleich, sofern nämlich die Initialen hiezu von der rechtwinkligen Wachstumsrichtung eine sehr bedeutende Abweichung erfahren haben. Wir nehmen eine schwache Vergrösserung, um ein vollständiges übersichtliches Bild zu erhalten. (Fig. 5.) Wir sehen, dass das Plerom der Seitenwurzel sich zu einem Kreise gekrümmt hat, der fast vollständig geschlossen erscheint; die primären Gefässe, die bei der schwachen Vergrösserung als dunkle Streifen hervortreten, haben sich in regelmässiger Folge der veränderten Wachstumsrichtung angeschlossen und nur einzelne sich in abweichender Richtung differenziert. Diese wachsen in den vom Pleromcylinder umschlossenen Kreis hinein. An der Basis der Seitenwurzel, am Ausgangspunkt, haben sich an entgegengesetzten Stellen zwei neue selbständige Vegetationspunkte gebildet, welche in ihrer Wachstumsrichtung divergieren und so eines der häufig auftretenden Nebenknöllchen zu bilden im Begriffe sind. (Fig. 5 *c*.) In der Achselhöhle der gekrümmten Nebenwurzel sind einzelne Teile der primären Rinde noch deutlich erkennbar; dieselben ragen

in das sekundäre Rindenparenchym hinein, das an dieser Stelle zugleich mit dem älteren Gewebe eine Zerreissung erfahren hat.

Wenn wir uns nun vergegenwärtigen, dass das Cambium, dem durch erweiterte Markstrahlen reichlich Nahrung zugeführt wird, seine Thätigkeit lebhaft fortsetzt, so wird klar, dass in vorliegendem Falle an Stelle einer normalen Nebenwurzel ein kugeliger rissiger Körper entstehen muss, in dessem Gewebe noch ausserdem durch die weitere Entwicklung der anliegenden jüngsten Vegetationsgruppe *c* die tiefgehendste Verschiebung Platz greifen wird. Es muss jedes weitere Wachstum, insbesondere jede weitere Differenzierung von prosenchymatischen Elementen zur Maserbildung führen.

3. Übergang zu Knollen- und Maserbildungen durch Torsionen.

Es ist bekannt, dass Torsionen und Verschlingungen häufig abnorme Anschwellungen und zugleich maserige Struktur bedingen. Bei Ailanthus begegnen wir zwei Arten von Torsionen, bezüglich des vorliegenden Materials, die näheres anatomisches Interesse beanspruchen: Äussere, bei denen der gesamte Seitentrieb in Mitleidenschaft gezogen ist, und innere, bei denen nur das centrale, langgestreckte Gewebe, der Pleromcylinder beteiligt ist, während die äussere Struktur keine Spur von Krümmung oder Torsion aufweist. (Fig. 6.) Wir sehen, dass in letzterem Falle die peripherischen Schichten regelmässig entwickelt sind, in all den Teilen, die dem Ausgangspunkt der Nebenwurzel zunächst liegen, während gerade an dieser Stelle der Xylemkörper, speziell die primär gebildeten Gefässe an der Torsion ausschliesslich beteiligt sind. Es stehen an diesem Punkte die parenchymatischen Gewebe noch in regelmässiger Beziehung zu den prosenchymatischen; im weiteren Verlauf der Entwicklung aber, nach der Rückkehr in die normale Richtung der Längsachse werden einzelne parenchymatische Zell-

gruppen von Gefässen und Holzfasern eingeschlossen und bilden so die ersten Masermaschen. Der Vegetationspunkt zeigt nicht mehr die gewöhnliche Verjüngung sondern eine wesentliche Verbreiterung und lässt bei lebhafter einseitiger Entwicklung einzelner Teile die ausgeprägt maserige Struktur klar hervortreten.

Die Ursache dieser inneren Torsion ist schwer festzustellen. Eine mechanische Hemmung in der normalen Wachstumsrichtung erscheint durch die Lagerungsverhältnisse der ganzen Wurzel als ausgeschlossen. Eine Erklärung wäre folgende: Tritt während der Anlage einer Seitenwurzel in der Mutterwurzel eine Verschiebung der natürlichen Spannungskräfte ein, indem z. B. nächstliegende Teile plötzlich auf sterilen Sand oder übermässig reichen und feuchten Nährboden stossen, so kann die Basis der Nebenwurzel, während sie in der Periode der Streckung sich befindet und die ersten Gefässe sich differenzieren, eine ungleichmässige einseitige Ernährung erfahren, welche bedingt, dass einzelne Glieder eine stärkere Streckung erleiden; diese werden sich, von zwei Kräften beeinflusst, da sie noch im Zellverbande mit den nächstangrenzenden Teilen stehen — über diese in Schraubenwindung legen und so die Torsion veranlassen.

Torsionen der Gesamtorgane können durch viele Faktoren bedingt sein, doch können sie in den meisten Fällen zurückgeführt werden auf Hydrotropismus und mechanische Hemmnisse. Es zählen hiezu die verschiedenen Arten von Verschränkungen, Verschlingungen u. s. w. In all diesen Fällen gibt der Längsschnitt das übersichtlichste Bild. Auch im vorliegenden konkreten Falle zeigten sich die ersten Anfänge einer maserigen Umbildung (vorzugsweise im Plerom) bei einer kleinen Nebenwurzel, bei welcher sonst noch keine knollige Ausbildung wahrzunehmen war. Es fiel in die Augen, dass grade an der Stelle, wo das Würzelchen eine scharfe Biegung

machte, eine wohlausgebildete Masermasche mit eingeschlossenem Mark sich befand. Das gleiche Bild ergab die weiter zurückliegende Biegung nach entgegengesetzter Richtung, wo ebenfalls die ersten Anfänge einer Maserstruktur deutlich hervortraten, während der Vegetationspunkt und die nächstgelegenen Gewebepartieen wenig verändert waren und noch anscheinend normal ihre Funktionen versahen.

Der Querschnitt durch ein vielverschlungenes und zugleich verwachsenes Nebenwürzelchen zeigte an der Stelle, wo infolge des scharfen Knies eine Verwachsung des zarten Organes stattgefunden hatte, einen charakteristischen Übergang der prosenchymatischen Zellgruppen, während das Mark noch nicht in Mitleidenschaft gezogen war. Doch kann hier von reiner Maserbildung noch nicht die Rede sein, welche immer voraussetzt, dass parenchymatische und prosenchymatische Elemente, die in direkter Wechselbeziehung stehen, sich ungleichmässig entwickeln und so das Gleichgewicht in den Funktionen verschieben, von welcher Verschiebung dann auch die mehr oder minder eingreifende Deformation bedingt ist.

4. Übergang zu Knollen- und Maserbildung durch intermediäre exogene Differenzierung.

Die bisher besprochenen ersten Ansätze zu Knollen- und Maserbildung standen immer in direkter Relation mit der gleichzeitigen Anlage von Nebenwurzeln. Es treten bei Ailanthus aber auch ähnliche Bildungen auf, die ihren Ursprung nicht endogen, vom Plerom, herleiten, sondern intermediär, in den subepidermalen Geweben sich bilden. Ein Querschnitt durch die Wurzel, in nächster Nähe einer Knollenanlage ausgeführt, zeigt nicht selten folgende auffallende Erscheinung: In den peripherischen Schichten, im Rindenparenchym und zum teil noch im Periderm treten zahlreiche, scharf abgegrenzte Zell-

gruppen auf, die nicht unbeträchtliche Ausdehnung erreichen (bis zu 0,8 mm im Durchmesser) und durch ihre fast mathematisch regelmässige Struktur, die konzentrische Anordnung aller beteiligten Zellen, die stets gleichbleibende bedeutende Membranverdickung derselben — weder als Wurzel- noch als gewöhnliche Knospenanlagen charakterisiert sind. (Fig. 7 *A.*)

Ein direkter Zusammenhang dieser konzentrischen Zellgruppen mit der intermediären Anlage von Seitensprossen, oder mit der Entwicklung knolliger Auswüchse war in den vorliegenden Fällen nicht nachzuweisen; auch die Querschnitte und die ersten noch aus wenigen Zellen gebildeten Differenzierungen gaben hiefür keinen bestimmten Anhaltspunkt. (Fig. 7 *B* u. *C.*)

Es treten diese Nester konzentrisch angelagerter Zellen auch häufig auf in älteren grösseren Ailanthusknollen; immer in den peripherischen Geweben; sie finden sich ebenso in ganz jungen Ansätzen und dürften hier zu weiteren abnormen Wucherungen beitragen. (Fig. 8 *b* und Fig. 4 *b.*)

Anders verhält es sich mit Differenzierungen im Rindenparenchym, die zugleich mit einer bedeutenden Streckung der betreffenden Partieen verbunden sind, wie aus Fig. 9 ersichtlich ist. Das Plerom erscheint als völlig unbeteiligt; der verbreiterte Markstrahl hat eine seitliche Richtung und steht hier ausser Beziehung zu der Anschwellung.

Zwischen Plerom und Periderm ist ein neuer Vegetationspunkt (*a*) entstanden, indem sich eine Gruppe von Zellen erst durch stärkere Membranverdickung differenzierte, dann allmählich sich kreisförmig abschloss und sodann aus dem Grundgewebe einzelne Gefässelemente und in der Richtung der grösseren Anschwellung ein Meristem (*b*) abgrenzte.

Soweit war diese Bildung an verschiedenen Präparaten entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen. Als

Wurzelanlage ist sie nicht aufzufassen; es fehlt der Charakter eines zentralen Gefässbündelstranges, die ersten Anlagen hiezu sind nicht vorhanden. Wir haben hier vielmehr eine Analogie mit Knospen- und Sprossanlagen, wofür spätere Beispiele noch Belege bilden werden. Die Präzisierung wird dadurch erschwert, dass alsbald auch eine Deformation sich geltend gemacht hat, die an den peripherischen Partieen in der Bildung von Holzparenchym in grösserer Ausdehnung sich kenntlich macht, das gegenüber dem Mark durch die bedeutende Membranverdickung auffallend hervortritt, in der entgegengesetzten Richtung aber durch das Ineinanderschieben prosenchymatischer und parenchymatischer Zellen bereits in einem Übergang zur Maserbildung sich kundgibt.

Auch bei alten Knollen finden sich häufig in den peripherischen, nicht gänzlich vermaserten Teilen solche intermediäre Knospen- oder Sprossansätze.

Zugleich mit den ersten Ansätzen von Nebenwurzeln und in direkter Beziehung zu der Entwicklung derselben können aber ebenfalls intermediäre Wucherungen und knollige Auswüchse entstehen. (Fig. 10.)

Die Differenzierung aus dem Rindenparenchym, das hier bereits der Nebenwurzel und nicht mehr der Hauptwurzel angehört, hat einen von dem vorbesprochenen Falle abweichenden Charakter. Die Ausdehnung ist eine viel bedeutendere; die einzelnen primär differenzierten Gefässe, bei der schwachen Vergrösserung als dunkle Streifen sichtbar, sind in ihrer Längsrichtung zum grössten Teil radial gelagert, einzelne auch tangential-parallel gruppiert. Schon im ersten Entwicklungsstadium fand hier eine seitliche Verschiebung des sekundär differenzierten Gewebes statt, in zwei entgegengesetzten Richtungen, welche zur Folge hatte, dass der weitere Zuwachs nach allen Richtungen der Peripherie erfolgte. Hieraus ergibt sich auch die schon auffallend bedeutende Entwicklung im Verhältnis zu der noch sehr jungen und kleinen

Nebenwurzel. Infolge der erhöhten Gewebespannung hat das Periderm an einer Stelle (Fig. 10 *c*) eine Zerreissung erfahren, und es macht sich an diesem Punkte eine konvexe Ausbuchtung der Wucherung bemerkbar. Eine Maserbildung ist hier noch nicht eingetreten, doch ist die Disposition hiezu bei weiterem Wachstum durch die Stellung der Gefässe offenbar gegeben.

5. Anatomische Struktur der ausgebildeten Knollen.

Schneidet man einen älteren Ailanthusknollen durch, so lässt sich schon makroskopisch eine Differenzierung in einen dunkleren Kern und eine hellere Rinde leicht unterscheiden. In der weicheren und helleren Grundmasse sind die dunkleren resistenteren Partieen durchaus unregelmässig in grösster Mannigfaltigkeit der Form angeordnet; bald bilden sie nierenförmige bis nahe an die Peripherie grenzende Ausbuchtungen; bald isolierte, runde, ovale, verzweigte Gruppen, deren Ausdehnung wiederum die verschiedensten Grenzen berührt.

Unter dem Mikroskop zeigen alle Knollenschnitte die angedeuteten Elemente von Kern und Rinde. Die dunkleren Partieen gehören dem meist gänzlich deformierten Plerom an, während die helleren dem Periblem adäquat sind. Die einzelnen isolierten Gruppen, die oft bis an die Peripherie des Knollens sich verbreiten, sind sekundär differenzierte Knospen resp. Knollenanlagen; sie sind da, wo sie grössere Ausdehnung gewonnen haben, zumeist mit einem Teilungsgewebe, Cambium, umgeben (Fig. 11 *a*), welches nach zwei Seiten hin seine Thätigkeit entfaltet, gegen die Peripherie Rindenparenchym, gegen den centralen Teil Maserholz, wenn auch erst in zweiter Folge, bildet.

Dieses Maserholz bildet den überwiegenden Bestandteil des Grundgewebes, aus dem die Ailanthusknollen bestehen. Die Gefässe treten in demselben nur vereinzelt auf, nach allen möglichen Richtungen gelagert, teils in

ihrem speziellen Charakter noch erkenntlich, teils schon in der Umbildung resp. Auflösung begriffen.

Die ursprüngliche Wurzelstruktur ist jedoch bei allen Anschwellungen noch deutlich zu erkennen, obwohl die Deformation mitunter soweit vorgeschritten ist, dass Querschnitt und Längsschnitt ein wenig abweichendes Bild geben. (Siehe Fig. 11 u. 12.) Es trägt hiezu bei, dass innerhalb eines grösseren Knollens immer wieder zahlreiche neue Vegetationsgruppen in den verschiedensten Richtungen sich bilden, wodurch nach allen Seiten hin ein Zuwachs erfolgt und die runde knollige Form der Wucherung bedingt wird. Die grössere Zahl dieser kleinen Vegetationsgruppen bleibt rudimentär; sie bilden, wenn sie in den peripherischen Schichten sich entwickelt haben, jene winzigen Knöllchen, Höcker und Warzen, welche die Oberfläche so oft bedecken. In einzelnen Fällen jedoch wachsen sie auch zu grösseren Seitenknollen aus, die dann meist zu mehreren, traubenartig vereinigt sind.

Das Rindenparenchym beschränkt sich nicht auf die peripherischen Teile der Anschwellungen, sondern durchsetzt dieselben in der mannigfaltigsten Weise, nicht selten begleitet von grösseren Gruppen sklerenchymatischer Zellen und jenen schon erwähnten zierlichen Nestern koncentrisch angeordneter Gewebselemente. (Fig. 7 *a.*) Ein gleiches Bild zeigt der Querschnitt durch einen kleinen Nebenknollen. (Fig. 14 *b.*) Es ist hier bemerkenswert, dass sich bei dieser Nebenbildung wiederum eine Anlage zu seitlichen Auswüchsen vorfindet, was für die Weiterbildung in fortlaufender Kette charakteristisch ist.

Ähnliche Verhältnisse treten uns auch entgegen, wenn wir einige Schnitte durch ein kleines Knollenwärzchen machen. Die tiefen Risse und Furchen der Oberfläche sind entstanden durch Zerreissen der Peridermschichten, welche in ihrer Entwicklung dem lebhaften Zuwachs des neuen Vegetationspunktes nicht folgen

konnten. In den einzelnen Warzenlappen sind wiederum die Überreste von mehr oder weniger entwickelten neuen Knospen- oder Sprossanlagen wahrnehmbar. Dass diese Differenzierungen aus den peripherischen Schichten mehr Stamm- als Wurzelcharakter haben, wurde aus einem Schnitte klar ersichtlich durch ein minimes Knöllchen, das aus einem grösseren Knollen sich seitlich gebildet hatte. Es waren hier deutlich die einzelnen Gruppen kennbar, welche den ersten Gefässbündelanlagen oberirdischer Sprosse entsprechen.

Es decken sich diese Beobachtungen mit den Untersuchungen Beyerincks über die wurzelständigen Adventivknospen. In Bezug auf dieselben nimmt, wie Frank[1]) erwähnt, Ailanthus glandulosa insofern eine Ausnahmestellung ein, als hier die Anlage der Adventivsprosse nicht in regelmässiger Beziehung zu den Gefässgruppen des Pleromcylinders erfolgt, sondern zerstreut in den peripherischen Teilen der Mutterwurzel. Ferner mag darauf hingewiesen sein, dass bei Aristolochia clematitis, eine Pflanze, bei welcher Wurzelanschwellungen vorkommen, die in ihrer anatomischen Struktur den Ailanthusknollen vielfach ähnlich sind, die Wurzeltriebe ebenfalls nicht endogen, sondern, mehr oder weniger zerstreut, in den Aussenschichten der primären Rinde entspringen.

---

[1]) Frank, Lehrbuch d. Botanik II, 1893, S. 52—53.

B. Pilzerscheinungen.

Das Auftreten niederer Organismen in Organen höherer Pflanzen, die eine mehrjährige Wachstumsperiode haben wie die Bäume und Sträucher, ist eine häufige Erscheinung. Wir begegnen ihr fast immer an Stellen, wo das schützende Haut- und Korkgewebe eine Verletzung oder Trennung erfahren hat und der Weg in die inneren zarten Gewebe den fremden Eindringlingen frei gelegt ist. — Auch die Wurzelanschwellungen bei Ailanthus zeigen häufig solche Verletzungen: poröse Öffnungen zwischen angrenzenden oder zum teil übereinander gewachsenen Knollen, tiefe Einschnitte der rissigen und warzigen Oberfläche. Die Gegenwart von Pilzen in diesen und in den nächstgelegenen Teilen ist somit naheliegend; sie erfordert um so grössere Aufmerksamkeit, als nur die sichere Auffindung und Charakterisierung aller ev. vorhandenen Mikroorganismen, seien sie tierischer oder pflanzlicher Natur, auch in den äusserlich unverletzten Anschwellungen, einen Schluss gestattet, ob hier eine wirkliche Infektion vorliegt oder nicht.

Bei der speziellen Untersuchung der Ailanthusknollen auf parasitäre Elemente fand ich nicht selten in älteren Teilen, in verletzten oder verkümmerten jungen Anlagen, auch in der Nähe solcher Knollen, die bereits in Zerfall begriffen waren, neben zahlreichen losen Sporen auf dem Periderm auch Sporen-Fruchtkörper. Dieselben stellten sich dar als dunkelbraune rundliche Wülste, in deren Peripherie einzelne Sporen als runde Höcker hervorragten. (Fig. 13*a*.) Dieser Fruchtkörper ist polsterförmig, wie sich bei Entleerung der Sporen (Fig. 14)

zeigt, und mit zahlreichen feinen Hyphenfäden bekleidet, welche strahlenförmig divergieren und eine grössere Anzahl Sporen abschnüren. Diese sind länglichrund, annähernd eiförmig; sie sind rötlichbraun gefärbt und haben ein glattes Exospor. Das Endospor ist nicht zu unterscheiden; ihre Länge wechselt zwischen 5 und 8 μ. (Fig. 15*a.*)

Das gleichzeitig auftretende Mycel ist ebenfalls schwach braun gefärbt, septiert, erreicht jedoch keine grössere Ausdehnung und ist ohne Verzweigungen. (Fig. 19*d.*)

Ausserdem werden noch ähnliche Sporen als Spermatien an zarten Sterigmen, die teils einzeln, zu wenigen, meist aber zu Büscheln vereinigt stehen, abgeschnürt. (Fig. 18*a* und *b.*) Diese Spermatien haben gleiche Form wie die erstbeschriebenen Sporen, sind jedoch nur schwach gefärbt und haben ein deutlich differenziertes Exospor und Endospor; ihre Grösse resp. Länge beträgt nur 3—5 μ.

Diese Formen stimmen im allgemeinen noch überein mit den gleichnamigen der Ascomyceten-Reihe, speziell der Pyrenomyceten; eine bedeutende Abweichung ergibt sich jedoch in dem Auftreten ganz eigenartig gebildeter Spermogonien. Dieselben sind erstens nicht subepidermal, sondern nehmen ihren Ausgang mit verbreiterter ebener Basis von der Aussenseite der Epidermis und zweitens erreicht ihr Längenwachstum eine so bedeutende Entwicklung, dass es alle ähnlichen bisher bekannten Formen überragt. Die Länge beträgt 0,1 bis 0,15 mm, nahezu das Fünffache der Breite. (Fig. 19*a*). Sie haben alle eigentümlich-besenähnliche Form und sind teils aus sehr zarten, teils auch aus derberen Hyphenfäden gebildet, welche immer zu einem scharf abgegrenzten Bündel bis zum Scheitel vereinigt bleiben. Es könnte ein Zweifel entstehen, ob bei dieser abweichenden Gestaltung die Bezeichnung als Spermogonium

noch gerechtfertigt ist. Es gelang mir jedoch im Laufe der Untersuchung, einige zu finden, welche im Begriffe waren, ähnliche Sporen abzuschnüren, wie ich sie oben schon in den Spermatien beschrieben habe. (Fig. 19*c*.)

Ascusfrüchte konnte ich nicht finden, womit jedoch nicht ausgeschlossen ist, dass der in Frage kommende Pilz doch, wie schon erwähnt, zu den Ascomyceten gehört. Denn in einem abgegrenzten Zeitraum kommt ja meist nur eine einzelne Entwicklungsform zu voller Ausbildung; diese hier des weiteren in anderen Jahreszeiten zu verfolgen, würde über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen und zudem ohne wesentliche Bedeutung sein für die Beantwortung unserer Frage.

Neben der erstbeschriebenen Sporenform tritt noch eine zweite auf, häufig in Begleitung der ersten, mit welcher sie auch in genetischem Zusammenhang zu stehen scheint. (Fig. 16*a*.) Diese Sporen sind grösser, rund und meist farblos oder schwach gelblich gefärbt. Der Inhalt ist stark lichtbrechend und zeigt hin und wieder körnige Struktur. Exospor und Endospor sind scharf differenziert. Die Grösse der Spore schwankt zwischen 5 und 20 μ im Durchmesser, erreicht also mitunter recht ansehnliche Dimensionen. Über Entstehung und weitere Entwicklung war im Material kein Aufschluss zu gewinnen.

Sehr vereinzelt fand ich noch eine dritte Form, welche einen zusammengesetzten zierlich cylindrischen Sporenkörper darstellte von goldgelber Farbe und schön abgegrenzten, sehr widerstandsfähigen Membranen. (Fig. 17.) Sie waren zumeist an dem einen Ende scharf zugespitzt, an dem anderen schwach verjüngt und abgerundet. Die Länge betrug 40—60 μ. Einzelne dieser Sporen zeigten eine Biegung oder bildeten ein regelrechtes Knie, was darauf hindeutet, dass sie in einer Querlage gebildet wurden, in ähnlicher Weise wie einige Teleutosporen bei Chrysomyxa Rhododendri.

In Bezug auf vegetative Pilzformen war neben dem erstgenannten bräunlich gefärbten Mycel noch ein zweites von sehr abweichendem Charakter nachweisbar. Die Hyphen waren farblos und konnten innerhalb des Gewebes nur durch entsprechende Tinctionen näher verfolgt werden. Es erwies sich hiebei neben Chlorzinkjod die neuerdings von Frank und Schwarz angewandte Methode beim Nachweis des Kiefernadelpilzes — Tinction mit Haematoxilin Grenacher und Entfärben mit einer 1% Lösung von Oxalsäure in Alkohol — als äusserst vorteilhaft. Die Hyphen waren septiert und drangen zum teil auch durch die Zellwände. In vereinzelten Fällen waren grössere Verbände zu bemerken, die an der Oberfläche des Periderms zu förmlichen Rasen sich verflochten hatten, wobei zugleich einzelne Fäden unter monopodialer Verzweigung, oft weit nach aussen, ins Freie ragten. Ob diese vegetativen Organe entwicklungsgeschichtlich zusammenhängen mit den oben beschriebenen Sporenarten, konnte nicht festgestellt werden.

Die Verbreitung aller dieser Pilzformen innerhalb der Ailanthusknollen war immer nur eine lokale, wohl abgegrenzte; sie nahm zumeist ab in centripetaler Richtung und erstreckte sich niemals durch einen ganzen Knollen. Während einzelne Partieen oft ausserordentlich dicht von Pilzfäden durchzogen und von Sporen durchsetzt waren, erwiesen sich die entgegengesetzten Teile als vollständig frei; dasselbe war auch bei den jüngsten Knollenansätzen der Fall, sofern nur das Oberhautgewebe vollständig unverletzt war.

In keinem einzigen Falle war in dem Gewebe, in welchem der Übergang von Nebenwurzel- oder Sprossanlagen zu knolligen Missbildungen sich abspielte, von jenen Pilzen etwas zu entdecken, was auf eine causa movens hätte schliessen lassen. Da zudem alle aufgefundenen Pilzformen nur in verletzten, degenerierten Knollen- und Wurzelpartieen zahlreicher auftraten,

waren sie zugleich auch deutlich als Saprophyten charakterisiert.

Die anatomische Struktur der von Pilzfäden etc. durchsetzten Teile zeigte in keiner Weise eine Abweichung von jenen Gewebeteilen, die hievon frei waren. Es war in dieser Hinsicht eine Wechselwirkung oder ein nennenswerter Einfluss in keinem Falle wahrzunehmen.

Bei älteren Anschwellungen, die ich speziell auf Infektionen untersuchte, waren hin und wieder einzelne Zellen des parenchymatischen peripherischen Gewebes mit einem plasmaartigen, feinkörnigen, schwach gelb tingierten Zellinhalte erfüllt, welcher sowohl bei schwächerer als auch sehr starker Vergrösserung eine auffallende Ähnlichkeit hatte mit Plasmodiophora Brassicae Wor. (Frankia subtilis Brunchorst) in ihren ersten Entwicklungsstadien. — Es gelang mir jedoch nicht, wie dort eine schärfere Differenzierung in Pilzfäden oder Sporenzellen herbeizuführen. Weder das von Brunchorst eingeschlagene Verfahren bei Untersuchung der Alnusknollen, noch die neuerdings von Wahrlich und R. Kühn[1]) empfohlene Methode, wiederholtes Kochen mit alkoholischer Kalilauge, Aufhellen mit konz. Schwefelsäure und Tingieren mit Chlorzinkjod führte zu einem Resultat. Es war, auch bei Anwendung sehr starker Immersionen, keine weitere Differenzierung in pilzähnliche Elemente wahrzunehmen. Die fraglichen gelben Körper dürften somit lediglich als Umwandlungsprodukte von Zelleinschlüssen zu betrachten sein.

[1]) W. Wahrlich, Beitrag zur Kenntnis der Orchideenpilze. Bot. Zeitung 1886.

C. Ätiologie.

Vergleicht man die Wurzelanschwellungen bei Ailanthus mit den äusseren morphologischen Verhältnissen verwandter Erscheinungen, z. B. den Wurzelknollen der Erle, der Kohlarten etc., so ergibt sich schon hier eine tiefergehende Divergenz. Von dichotomen Verzweigungen, die für die Alnusknollen so charakteristisch sind, ist hier keine Spur zu finden, ebenso wenig Analoga mit den Knöllchen der Papilionaceen, der Leguminosen u. a. Am meisten Ähnlichkeit zeigen die Ailanthusknollen mit den Wurzelanschwellungen bei Crataegus prunifolia, die Brunchorst in seiner bekannten Arbeit über die gleichnamigen Erscheinungen bei Alnus und den Elaeagnaceen[1]) erwähnt und den hiemit verwandten Vorkommnissen bei Rubus Idaeus und Aristolochia Clematitis.[2]) Auch in der anatomischen Struktur findet sich hier manche Übereinstimmung, wie dort verholzte Gefässbündel, die nach allen Richtungen hin verlaufen, Masermaschen vereinzelt im Gewebe und dazwischen wieder Knollen, die nur aus Maserholz bestehen.

Dass die abnorme Wurzelanschwellung bei Ailanthus glandulosa nicht auf eine Infektion zurückzuführen ist, habe ich im vorhergehenden Abschnitt nachgewiesen. Es waren einesteils die vorgefundenen Pilzorgane nicht in allen Knollen und in allen Teilen derselben auf-

[1]) Brunchorst. Über einige Wurzelanschwellungen ins. bei Alnus und den Elaeagnaceen. Unt. im bot. Inst. Tübingen 1885 bis 1888, S. 151.

[2]) Magnus. Sitzungsbericht des bot. V. der Prov. Brandenburg, Band XXIII. 1881.

zufinden, insonderheit nicht im ersten Stadium der Wucherung, und andererseits waren die von Pilzen heimgesuchten Teile gegenüber denen, welche hievon frei waren, bezüglich der anatomischen Struktur auch in gar nichts verschieden. Da wir es also durchweg mit Maserbildungen zu thun haben, fällt die Frage der Genese der Ailanthusknollen zugleich zusammen mit der Frage über die Entstehung und die Bildung maseriger Körper überhaupt.

Jede Maserbildung ist aufzufassen als eine Folge von unregelmässigem Wachstum, nicht der ganzen Organe, sondern der einzelnen Gewebegruppen innerhalb derselben; sie wird immer da entstehen, wo die einzelnen scharf differenzierten Gewebe, die bei normaler Anordnung sich biologisch und mechanisch ergänzen, stützen und fördern, durch Ablenkung ihrer bestimmten Wachstumsrichtung diese biologischen Funktionen nicht mehr erfüllen können. Ist dann einmal in dieser Hinsicht ein erster Anstoss gegeben, so muss jeder erneute Zuwachs eine vermehrte Ablenkung von der Normalen bedingen und den mehr und mehr chaotischen Verlauf der in einander geschobenen heterogenen Zellgruppen befördern.

Die Literatur bietet in Bezug auf diesen Gegenstand zur Zeit nur wenige auf eingehende Untersuchung gestützte Anhaltspunkte. Sicher dürfte sein, dass viele Faktoren Maserbildung bedingen können, wie schon aus den zahlreichen, näher beschriebenen Modalitäten, unter denen bei dem vorliegenden Material Knollen- und Maserbildung entstehen kann, hervorgeht. — Abgesehen von Verwundungen spielt des weiteren eine grosse Rolle der plötzliche Wechsel in den Ernährungsbedingungen und der Säftezufuhr, der sich sehr häufig dann in abnormen Anlagen sekundärer Organe, der Knospen- und Seitentriebe, geltend macht. — Die Angabe Meyens[1]),

[1]) Meyen, Pflanzenpathologie S. 86.

dass die Anwesenheit zahlreicher Adventivknospen Maserbildung bedinge, fand ich auch bei vorliegender Arbeit durchaus bestätigt. Der Wurzelcylinder zeigte an einer Stelle, wo sich zahlreiche Nebenwürzelchen angesetzt hatten, die wie ein Pilzgeflecht denselben umgaben, ein vollständiges Maserbild, während die kleinen Würzelchen selber noch zum grössten Teil normale Struktur hatten.

Bei Wurzeln kommt ferner in Betracht, dass die Neigung, zahlreiche Schösslinge (Wurzelsprosse) zu treiben, die Disposition zu knolligen und maserigen Ausbildungen befördert. Wir sehen dies häufig bei den Pappeln, Ulmen, Akazien und auch bei Ailanthus. Die Verschlingungen, die sich hiebei nicht selten an der Basis der Sprösslinge bilden (siehe Fig. 1), wirken ebenfalls stauend auf die wandernden Nährstoffe und geben mit Veranlassung zur Deformation.

Über die Verbreitung der Wurzelanschwellungen bei den Ailanthusbäumen im allgemeinen ist bis jetzt wenig bekannt; auch die Umfrage, die ich in allen Teilen Deutschlands zum Zwecke einer übersichtlichen statistischen Zusammenstellung veranlasst habe, förderte wenig neues Material zu Tage. Soviel sich überblicken lässt, kommen die Anschwellungen nur in den südlichen Teilen von Deutschland vor und hier ausschliesslich, im Gegensatz zu den Beobachtungen Brunchorsts hinsichtlich der Anschwellungen bei Crataegus und Rubus, — in leichtem Sand- und Kiesboden.

Für die Ätiologie ergaben die beobachteten äusseren Verhältnisse nur zwei Anhaltspunkte: Plötzlicher Wechsel in der Ernährung und mechanische Hemmnisse. Im botanischen Garten zu Erlangen wurde häufig bemerkt, dass sich die Anschwellungen zu bilden begannen, wenn die Wurzeln in grösserer Tiefe, auf sterile Sandschichten stiessen, wo sie, ohne Übergang, der gewohnten Nähr-

stoffe ermangelten. In einem zweiten speziellen Falle wurde beobachtet, dass Ailanthuswurzeln, die sich in starkes Mauerwerk eingezwängt und dasselbe zum Bersten gebracht hatten, ähnliche maserige Knollen erzeugten, wie die hier beschriebenen.

In beiden Fällen ist durch die ungleichmässige, gestörte Ernährung der einzelnen Organe, durch die Verschiebung der normalen Spannung in den Geweben und hiemit verbunden der inneren Wachstumsrichtung die Maserbildung bedingt.

D. Folgerungen.

Das Resultat meiner Untersuchung fasse ich in folgende Schlusssätze zusammen:

1) Die Wurzelanschwellungen bei Ailanthus glandulosa sind vegetativer, nicht parasitärer Natur.
2) Sie sind nach ihrem anatomischen Bau den Maserknollen zuzuzählen.
3) Sie verdanken ihre Entstehung, soweit nachweisbar, einer Hemmung, einem plötzlichen Wechsel in den Ernährungsbedingungen und hiemit zusammenhängend einer abnormen Anlage zahlreicher Nebenwurzeln einerseits und einer Hypertrophie andererseits in der primären Entwicklung der einzelnen isolierten Seitentriebe.
4) Die einzelnen Wurzelknollen entstehen sowohl endogen, aus Ansätzen von Nebenwurzeln, als auch exogen, aus intermediären Wucherungen, aus Knospen- und Sprossanlagen.
5) Die bei den Ailanthusknollen auftretenden Pilze, zumeist den Pyrenomyceten angehörend, sind von untergeordneter Bedeutung und ohne jeden Einfluss auf die Bildung und die Entwicklung der Anschwellungen.

So bestimmt und sicher die Natur einer abnormen Wurzelanschwellung sich anatomisch feststellen lässt, wenn einmal die parasitäre Provenienz durch eingehende Untersuchung als ausgeschlossen betrachtet werden kann, so schwierig wird die Frage einer vegetativen maserigen Wucherung gegenüber nach den letzten Ursachen der-

selben, nach der Genese dieser Maserbildung. Was über solche und ähnliche Erscheinungen, die zu den pathologischen gezählt werden müssen, bisher beobachtet und veröffentlicht worden ist, insbesondere von Meyen, Göppert[1]), Schacht[2]) und Frank[3]), kann noch keineswegs als ganze, befriedigende Antwort angesehen werden.

Ich habe in der vorliegenden Arbeit versucht, zugleich auch hiezu einen Beitrag zu liefern durch Zusammenstellung des anatomischen Materials, soweit es Bezug hat auf die ersten Anfänge maseriger Deformation und die einzelnen Modalitäten, unter welchen im speziell gegebenen Falle Maserbildung entstehen kann.

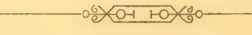
Zum Schlusse erfülle ich noch eine angenehme Pflicht, indem ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Reess, für seine vielseitige Anregung und seine liebenswürdige Teilnahme an dieser Arbeit den verbindlichsten Dank auch an dieser Stelle ausspreche.

---

[1]) Göppert, Über die Folgen äusserer Verletzung und Maserbildung. Breslau 1870. S. 11.

[2]) Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie II, S. 67 und 219.

[3]) Frank, Pflanzenkrankheiten S. 124—133.



Erklärung der Tafeln.

Die Zeichnungen sind mit Ausnahme von Fig. 1 mit dem Oberhäuserschen Prisma hergestellt, die eingeklammerte Zahl gibt die Vergrösserung an.

Fig. 1. Ailanthuswurzel mit Maserknollen ($^1/_8$).

Fig. 2. Querschnitt durch eine Ailanthuswurzel mit keilförmig sich nach aussen verbreiterndem Markstrahl (7,5).

Fig. 3. Querschnitt durch die Wurzel. Anlage einer Seitenwurzel aus Pericambium und verbreitertem Markstrahl (7,5).

Fig. 4. Querschnitt durch Wurzel und Knollen. Die Nebenwurzel hat sich ohne Torsion aus dem Pericambium und dem verbreiterten Markstrahl entwickelt. Übergang zur Maserstruktur durch Hypertrophie. Im Rindenparenchym zahlreiche Nester konzentrisch angeordneter Zellen (7,5).

Fig. 5. Längsschnitt durch eine junge Wurzel mit kleinen Knöllchen. Plerom der Nebenwurzel kreisförmig gekrümmt; die primären Gefässe als dunkle Streifen sichtbar. In der Achselhöhle hat eine Zerreissung des Gewebes stattgefunden, das an dieser Stelle noch Reste der primären Rinde einschliesst (7,5).

Fig. 6. Querschnitt durch Wurzel und Knollen. Torsion des Seitentriebes nach der ersten Streckung; allmähliche Verdickung des sek. Gefässteiles und deutlicher Übergang zur Maserstruktur bei *a* (7,5).

Fig. 7 A. Querschnitt einer schwach verdickten Wurzel im Bereich einer Knollenanlage. Im Rindenparenchym zahlreiche Nester stärker verdickter, konzentrisch angeordneter Zellen (7,5).

B. Ein solches Zellennest im Längsschnitt (25).

C. Die ersten Anlagen hiezu (25).

Fig. 8. Querschnitt durch eine kleine verdickte Nebenwurzel. Bei *a* deutlich sichtbare Differenzierung eines exogenen Vegetationspunktes. *b* konzentrische Zellgruppen ohne ausgesprochenen Charakter von Wurzel- oder Sprossanlagen (7,5).

Fig. 9. Querschnitt durch Wurzel und Knollen. Im Rindenparenchym exogene Differenzierung einer Sprossanlage *(a)*; zwischen dieser und dem Plerom der Wurzel zwei Gruppen *(c)* durch stärker verdickte Zellwände hervortretend; *(b)* Cambium (7,5).

Fig. 10. Längsschnitt durch eine Nebenwurzel mit mehreren Knollenanlagen. Rindenparenchym abnorm entwickelt und in demselben intermediäre Wucherung durch Knospen- und Sprossanlagen, a die primär differenzierten Gefässe (7,5).

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch einen älteren Knollen mit ausgeprägter Maserstruktur. a) Cambium, die ganze Gruppe umgebend und abgrenzend; b) grosses Tüpfelgefäss; c) Holzfasern; d) ein Maserring (7,5).

Fig. 12. Querschnitt durch einen älteren Knollen mit ausgeprägter Maserstruktur (7,5).

Fig. 13. a) Sporenfruchtkörper (Perithecium) noch geschlossen. b) Periderm (500).

Fig. 14. Fruchtkörper, die Sporen abschnürend (500).

Fig. 15. a) Einzelne Sporen isoliert. b) noch kettenförmig verbunden (500).

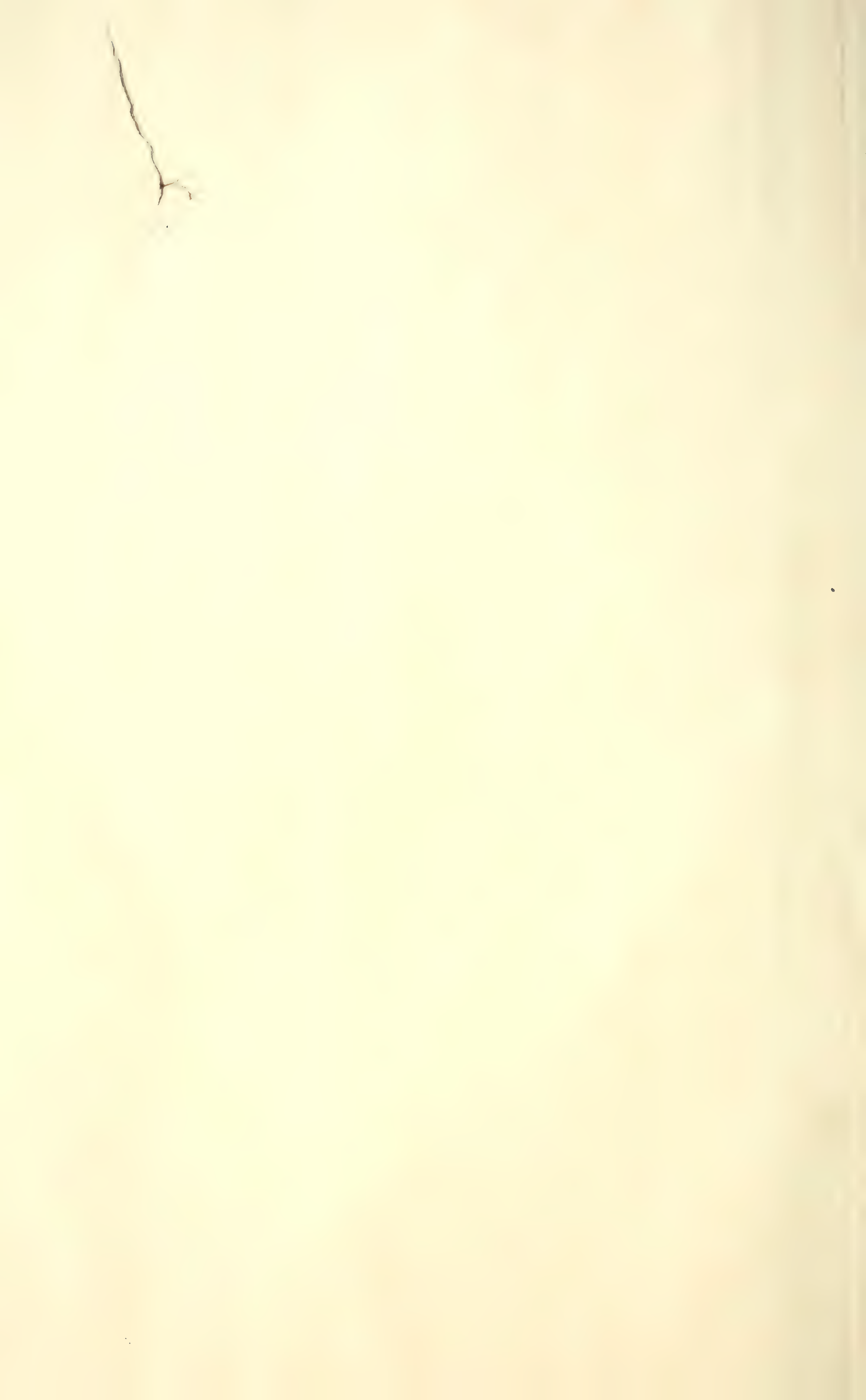
Fig. 16. a) Runde farblose Sporen in den verschiedenen Grössen. b) Zu Gruppen vereinigt in einer Peridermzelle. c) noch aneinander gebunden (500).

Fig. 17. Zusammengesetzte, gekammerte Sporen in verschiedener Grösse (500).

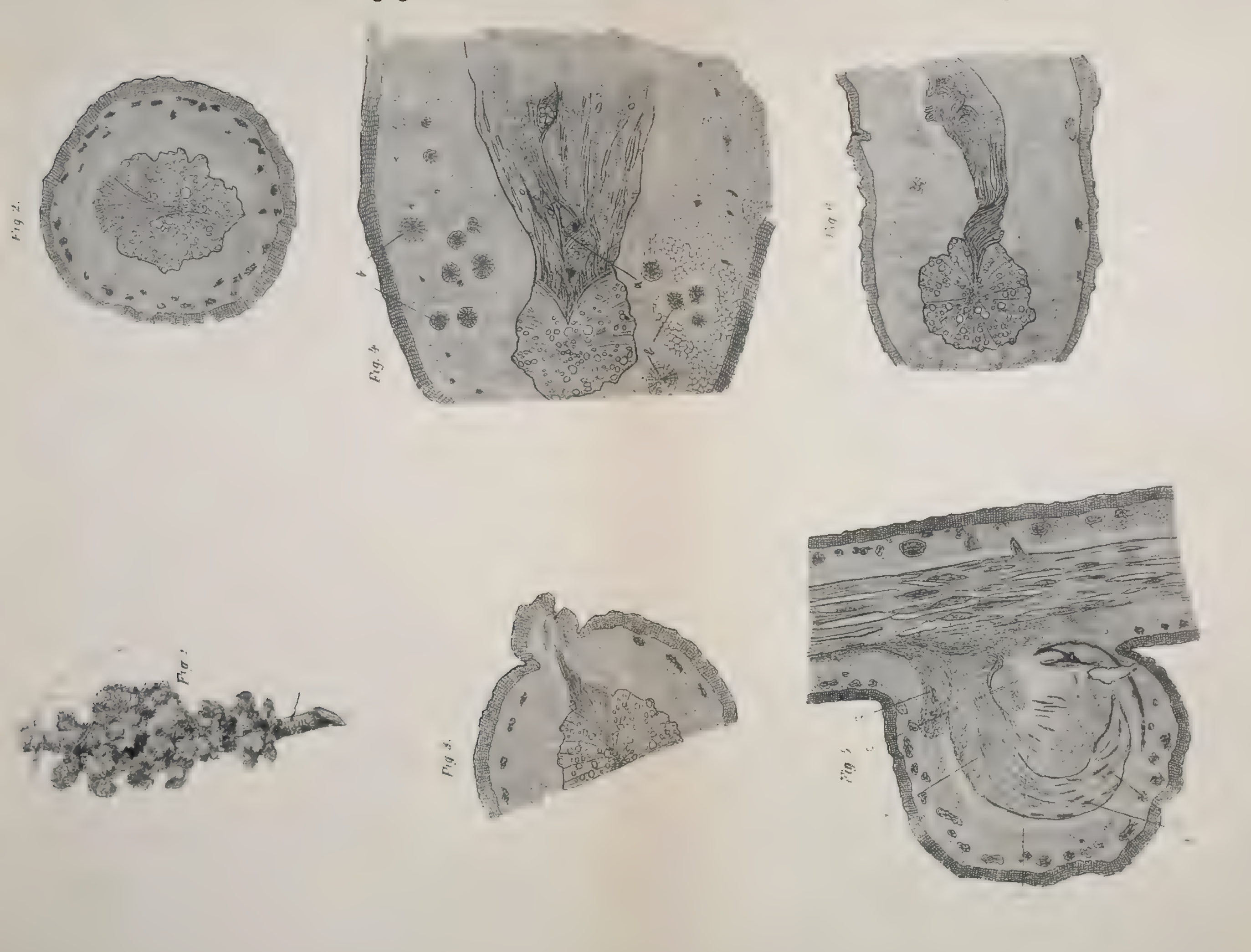
Fig. 18. Sterigmenbüschel, die Spermatien abschnürend (500).

Fig. 19. a) Spermogonien, welche die Sporen schon abgeschnürt haben. b) Spermogonium mit jungen Spermatien. c) Spermogonium, die ausgebildeten Spermatien abschnürend. d) Ein gleiches, noch unvollständig entwickelt, mit deutlich sichtbaren Hyphen (500).





Tafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wurzelanschwellungen bei Ailanthus glandulosa.







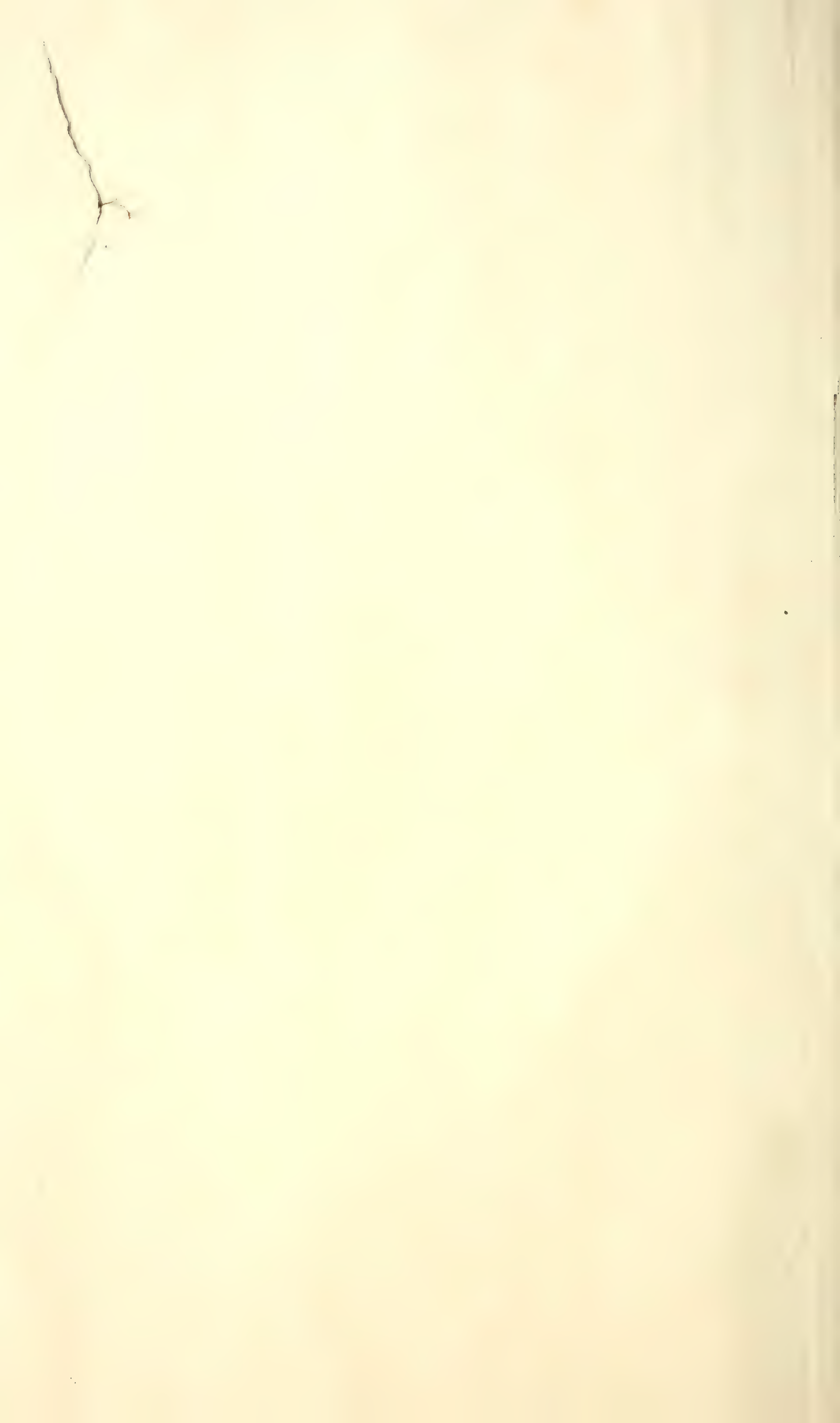




Fig. 7.



Fig. 8.

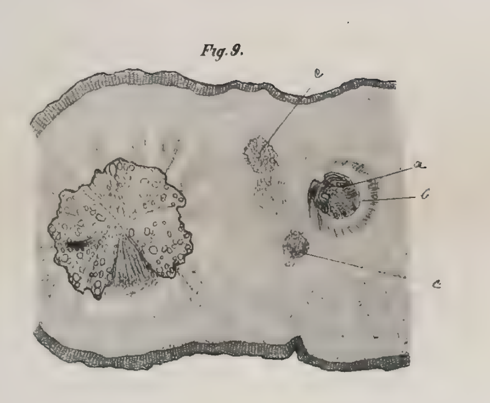


Fig. 9.

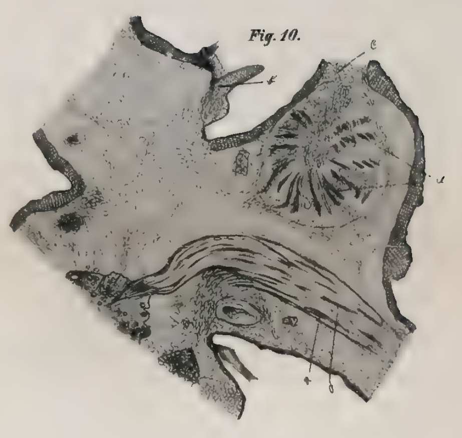


Fig. 10.

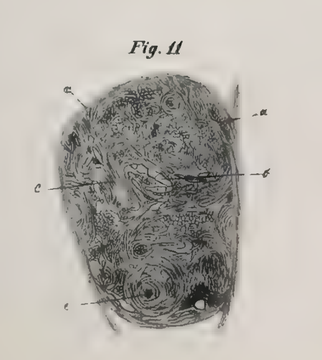


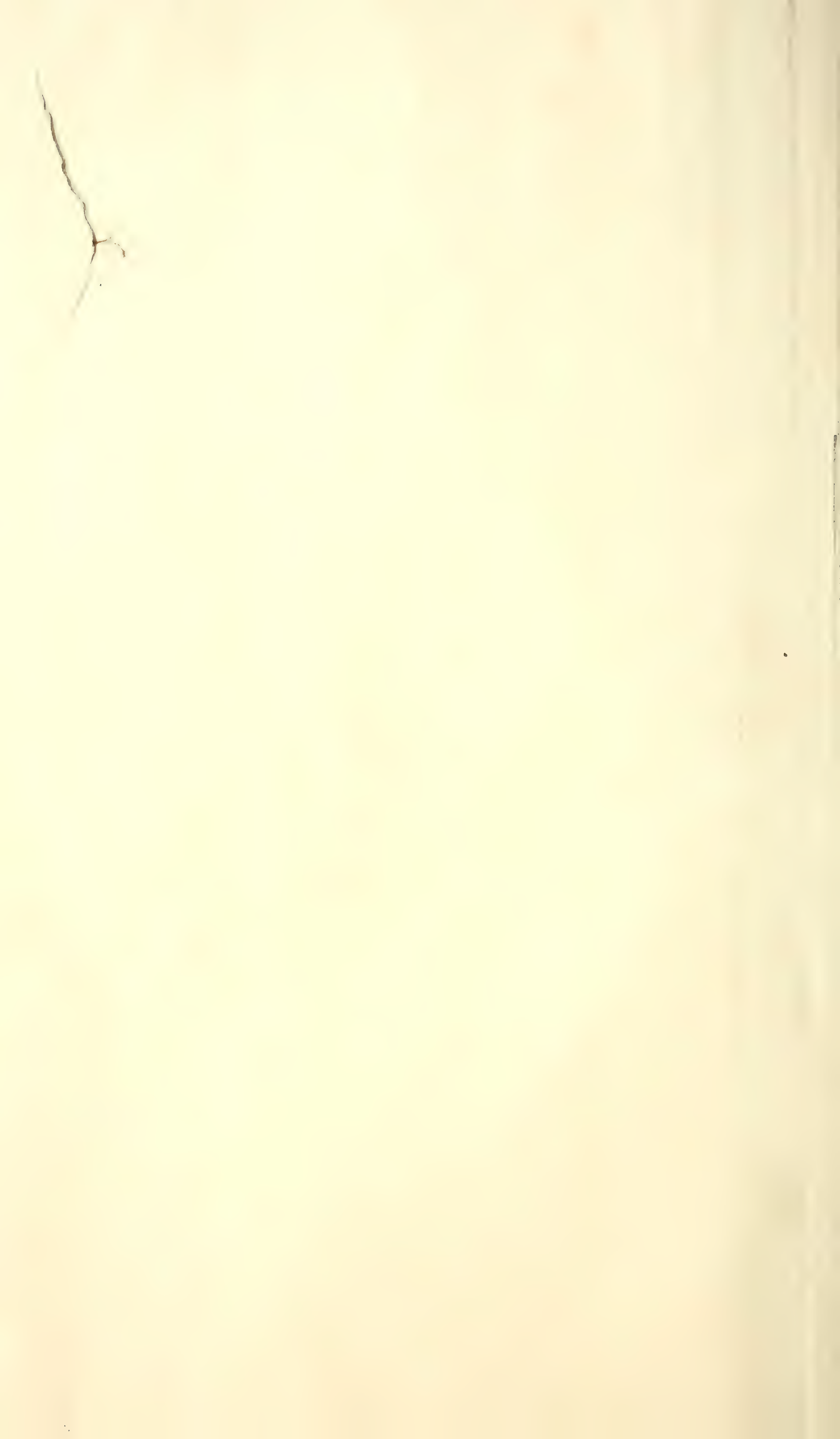
Fig. 11

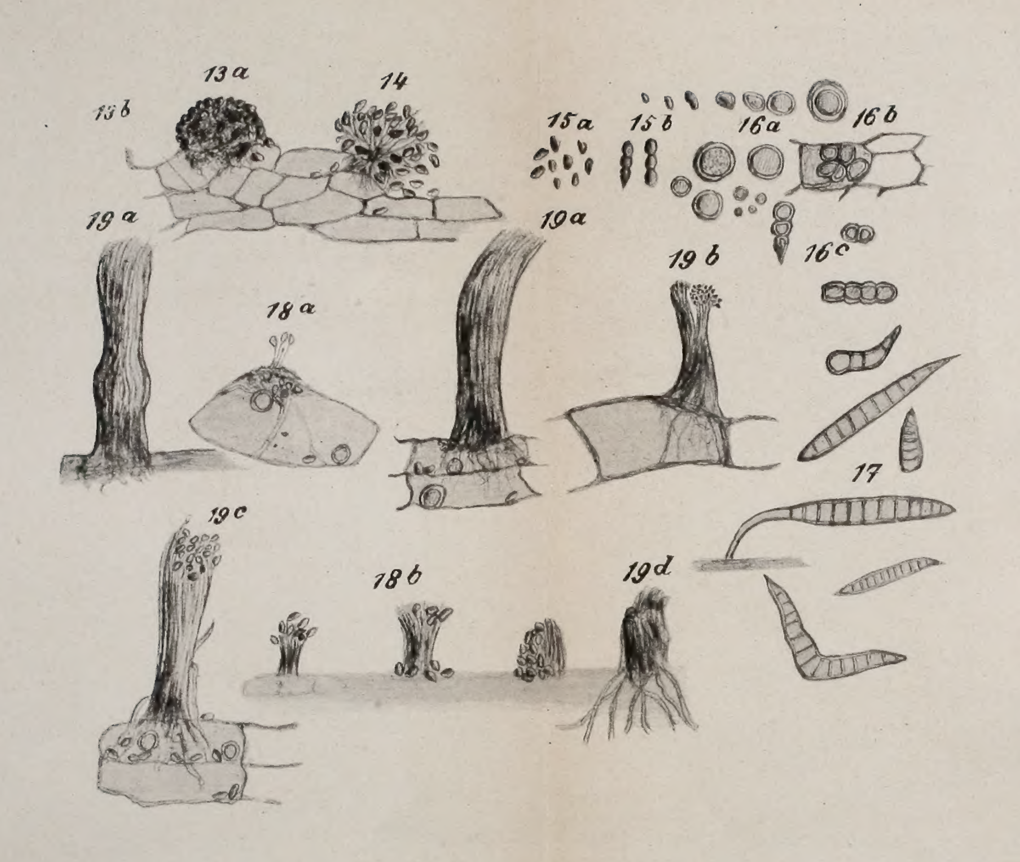


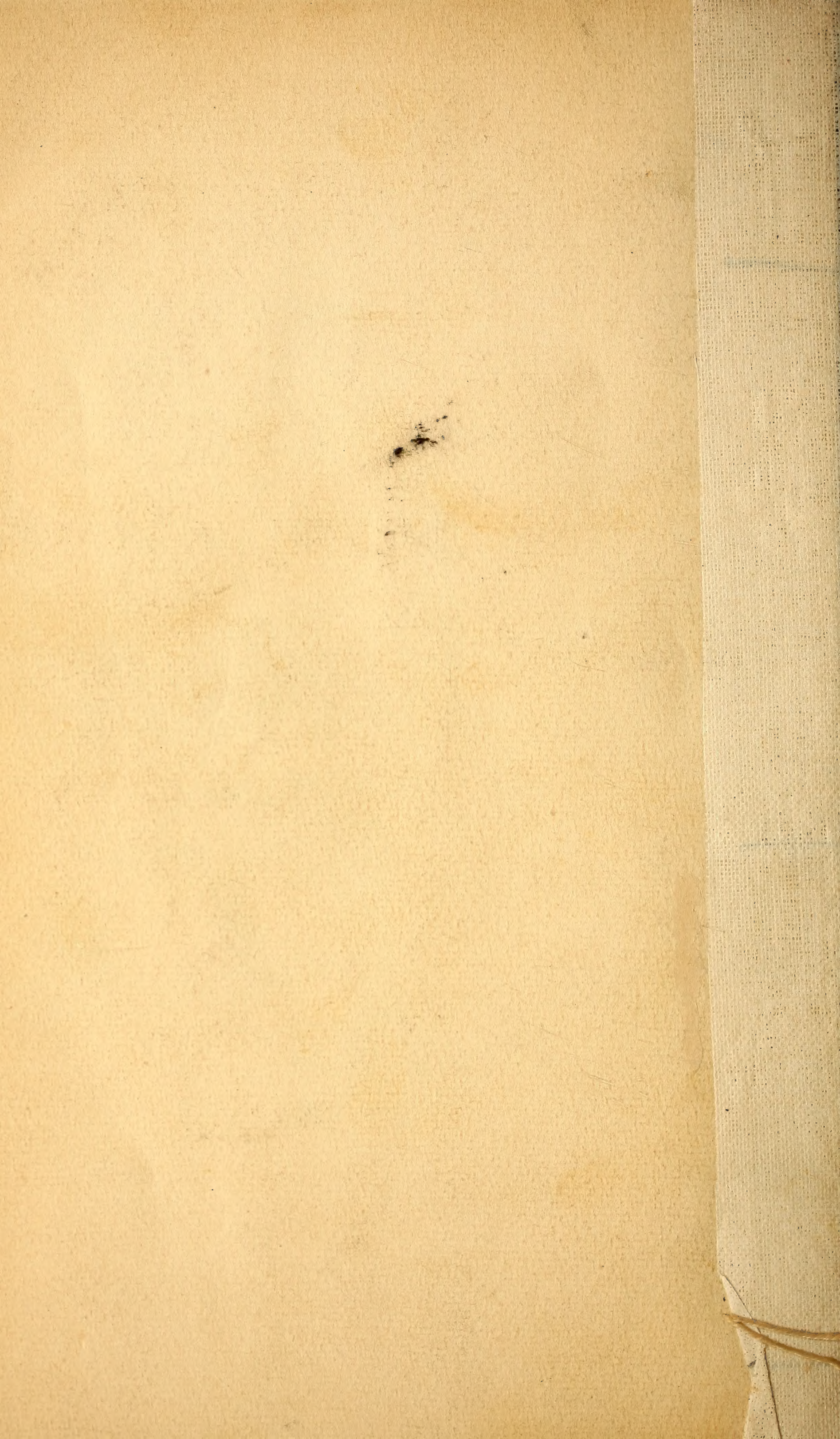
Fig. 12.








13 b
13 a
14
15 a
15 b
16 a
16 b
19 a
19 a
19 b
16 c
18 a
17
19 c
18 b
19 d






SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00612 0877